

CORRÉLATIONS ENTRE PROPORTIONS CÉPHALIQUES ET CÉRÉBRALES
CHEZ LES ANOURES (VUE D'ENSEMBLE ET COMPARAISON AVEC
LES URODÈLES).

Par Marcel JACQUOT.

Nous avons déjà formulé de telles corrélations pour les Urodèles (*Bull. Mus.*, 2^e sér., T. XXVI, N^o 3, 1954, pp. 307-317). C'était sur des Anoures qu'en 1946 nous en avons fait les toutes premières constatations. Mais chez ceux-ci le nombre des espèces à comparer était sensiblement plus élevé. D'autre part des points de vue systématique et transformiste, un aperçu suffisant des Urodèles, plus primitifs, nous a semblé devoir précéder celui des Anoures, plus spécialisés.

Nous avons étudié :

I. — Depuis le stade sans membres et à branchies internes : *Rana esculenta*, *R. dalmatina* (= *agilis*), *R. temporaria*, *Discoglossus pictus*, *Pelodytes punctatus*, *Hyla arborea*, *Alytes obstetricans*, *Bufo bufo* (= *vulgaris*) et *B. calamita*.

II. — A l'état adulte seulement, de nombreuses espèces exotiques dont, ici, nous citerons les suivantes : *Pipa americana*, *Ceratophrys cornuta*, *Rana occipitalis*, *R. oxyrhynchus*, *R. catesbyana*, *Phyllomedusa bicolor*, *Bufo raddei* et *B. boreas*.

Nous avons naturellement effectué les mêmes mesures et calculs, suivi la même méthode que pour les Urodèles. Mais la région pré-maxillaire et les parois céphaliques latérales, chez ceux-ci toujours à peu près verticales, sont ici souvent plus ou moins obliques. Ce qui nous a amené à considérer séparément les longueurs totales dorsale (de la narine à l'occiput. Soit LTd) et ventrale (de la lèvre supérieure à l'occiput. Soit LTv) de la tête, les largeurs dorsale (entre les bords supérieurs des parois céphaliques latérales) et ventrale (entre les bords inférieurs de celles-ci) des régions nasale (soient lnd et lnv) et post-oculaire (soient $lpod$ et lpo) ; et à calculer $\frac{LTd}{lnd}$, $\frac{lnd}{lnv}$, $\frac{lpod}{lpo}$, expressions, avec la hauteur céphalique, de cette obliquité, autrement dit de l'évasement, de l'aplatissement du profil et de la face.

Au stade sans membres et à branchies internes les proportions

longitudinales tant céphaliques que cérébrales sont pratiquement communes à toutes les espèces en question, ce qui bien entendu ne signifie pas à tout l'ordre des Anoures.

On a :

Tête	}	$\frac{LTd}{LTv} = 0,80$
		Quotients par <i>LTd</i> des longueurs :
		Nasale (<i>Ln</i>) : 0,25
		Interoculaire ou frontale (<i>Lf</i>) : 0,28
		Post-oculaire ou pariéto-occipitale (<i>Lpo</i>) : 0,47.
		$\frac{\text{Longueur totale de l'encéphale (LE)}}{LTd} = 0,95$
Cerveau	}	Quotients par <i>LE</i> des longueurs :
		du Télencéphale (<i>Lt</i>) : 0,27
		du Diencéphale (<i>Ld</i>) : 0,27 dont environ 0,09 encadré par les hémisphères et 0,04 recouvert par le mésencéphale.
		du Mésencéphale (<i>Lm</i>) : 0,27
		du Bulbe rachidien (<i>Lb</i>) : 0,36, dont environ 0,04 recouvert par le mésencéphale.

Souvent toutefois chez *Pelodytes punctatus*, plus rarement chez *Bufo bufo*, nous avons noté un museau plus court et une région post-oculaire plus longue d'autant : $Ln = 0,14$ *LTd* et $Lpo = 0,58$ *LTd*. Variante que nous désignons « PP » comme nous avons désigné « TV » son analogue chez les Urodèles observée dans le développement de *Triturus vulgaris*. Mais ici pas de variante correspondante pour les proportions cérébrales. Simplement modification évidente de la localisation des centres cérébraux par rapport aux régions céphaliques (recul général égal à 0,11 *LTd*).

Toutes les proportions *transversales* sont au contraire nettement variées.

On a :

		Quotients par <i>LTd</i> des largeurs :
Tête	}	Nasale dorsale (<i>lnd</i>) : de 0,70 (<i>R. agilis</i> , <i>P. punctatus</i>) à 1 (<i>Hyla</i> , <i>D. pictus</i>) en passant par 0,82 (<i>R. esculenta</i> , <i>R. temporaria</i> , <i>Alytes</i> , <i>Bufo</i>).
		Nasale ventrale (<i>lnv</i>) : de 1 (<i>Hyla</i>) à 1,30 (<i>R. temporaria</i> , <i>D. pictus</i> et <i>P. punctatus</i>) en passant par 1,06 (<i>R. agilis</i>) et 1,22 (<i>R. esculenta</i> , <i>Alytes</i> , <i>Bufo</i>).
		Interoculaire ou frontale (<i>lf</i>) : de 0,50 (<i>R. agilis</i> , <i>Pelodytes</i>) à 0,72 (<i>Hyla</i>) en passant par 0,57 (<i>Alytes</i> , <i>Bufo</i>) et 0,65 (<i>R. esculenta</i> , <i>R. temporaria</i> , <i>D. pictus</i>).
		Post-oculaire dorsale (<i>lpod</i>) : pratiquement indéterminable à ce stade, les bords supérieurs des parois latérales post-oculaires étant indistincts (tête globuleuse).
		Post-oculaire ventrale (<i>lpo</i>) : de 1,04 (<i>Hyla</i>) à 1,66 (<i>D. pictus</i>)

Tête	}	<p>en passant par 1,32 (<i>R. agilis</i>), 1,40 (<i>R. esculenta</i>), 1,50 (<i>Alytes</i>, <i>Bufo</i>) et 1,56 (<i>R. temporaria</i>, <i>Pelodytes</i>).</p> <p><i>lnd</i> : de 0,53 (<i>Pelodytes</i>) à 1 (<i>Hyla</i>) en passant par 0,63 <i>lnv</i> (<i>R. temporaria</i>), 0,66 (<i>R. agilis</i>) ou 0,67 (<i>R. esculenta</i>, <i>Alytes</i>, <i>Bufo</i>) et 0,76 (<i>D. pictus</i>).</p>
Cerveau	}	<p style="text-align: center;">Quotients par LE des largeurs :</p> <p>du Télencéphale (<i>lt</i>) : de 0,30 (<i>R. esculenta</i>, <i>Pelodytes</i>) à 0,38 (<i>Alytes</i>) en passant par 0,34 (<i>R. agilis</i>) et 0,36 (<i>R. temporaria</i>, <i>D. pictus</i>, <i>Bufo</i>).</p> <p>du Diencéphale (<i>ld</i>) et du Bulbe rachidien (<i>lb</i>) / : respectivement 0,27 et 0,36 pour tous.</p> <p>mais du Mésencéphale (<i>lm</i>) : de 0,38 (<i>R. temporaria</i>, <i>D. pictus</i>) à 0,50 (<i>R. esculenta</i>) en passant par 0,41 (<i>Pelodytes</i>, <i>Alytes</i>, <i>Bufo</i>) et 0,44 (<i>R. agilis</i>).</p>

Jusqu'à l'achèvement du membre postérieur il y a pour tous : croissance harmonique de la tête, qui conserve toutes les proportions susdites, sauf une faible augmentation de $\frac{LTd}{LT'v}$ qui atteint

jusqu'à 0,85, l'élongation céphalique étant un peu plus forte dorsalement que ventralement d'où un léger redressement du profil — Élongation du télencéphale vers l'avant, portant $\frac{Lt}{LE}$ à 0,36 au début

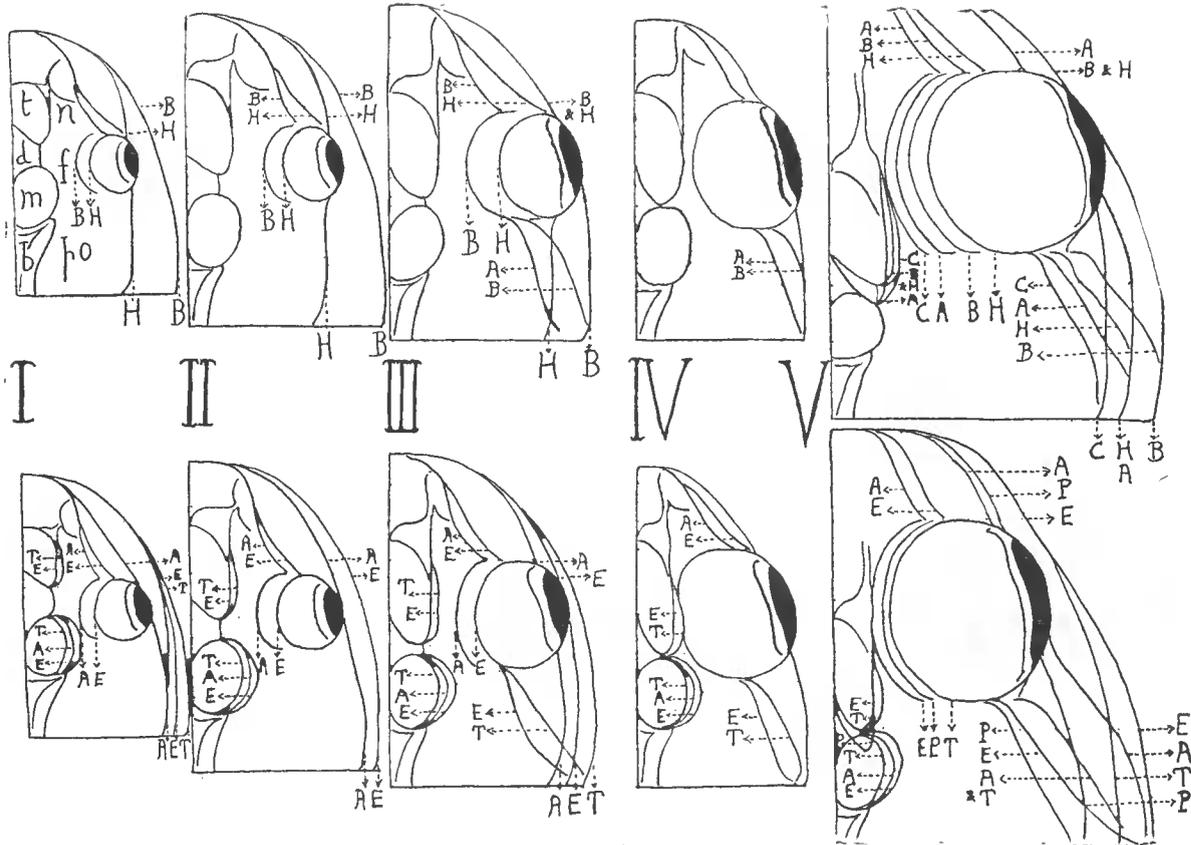
du membre postérieur, puis à 0,42 à son achèvement et réduisant les proportions du diencéphale et du bulbe rachidien aux 8/9^{es}, puis aux 8/10^{es} de leur valeur initiale — Élargissement du télencéphale et croissance générale du mésencéphale, tous deux harmoniques, conservant les proportions initiales pour *lt*, *Lm* et *lm*.

Selon la formule déjà employée pour les Urodèles nous dirons qu'en fonction des proportions relatives, soit étant à chaque stade considéré comme fixe l'élément le plus diminué par rapport à *LTd* ou *LE*, il y a élongation céphalo-cérébrale en progression arithmétique de raison *LTd* initiale /8 et de termes constitués ici par des étapes du membre postérieur. Mais cette élongation n'est révélée que par l'encéphale, complètement masquée pour la tête par l'élargissement et l'accroissement oculaire qui l'accompagnent.

Après l'achèvement du membre postérieur il y a dysharmonie et diversification de l'évolution céphalique :

Jusqu'à l'achèvement du membre antérieur l'élongation se poursuit, partagée à peu près également en nasale et post-oculaire,

LÉGENDE DE LA FIGURE. — Évolution céphalo-cérébrale chez les Anoures indigènes : *n*, *f*, *po*, *t*, *d*, *m*, *b* = régions considérées (v. texte). — En haut : Superposition de *Hyla* (H) et *Bufo* (B). A et C = Contours particuliers à *Alytes* et *B. calamita* (par ailleurs cf. *Bufo*). — En bas : *Idem* pour *R. esculenta* (E), *R. agilis* (A) et *R. temporaria* (T). P = Contours particuliers à *Pelodytes*. I, stade sans membre ; II, à 2 membres ; III, à 4 membres ; IV, Métamorphose ; V, Adulte.



augmentant encore quelque peu $\frac{LTd}{LT'v}$ qui atteint 0,90, conservant la proportion initiale de la longueur nasale mais réduisant à leurs 7/8^{es} toutes les proportions transversales, sauf cependant chez *Hyla* où un élargissement harmonique les maintient encore — Les limites supérieures des parois latérales post-oculaires se précisent, la tête tendant à devenir anguleuse, donc $lpod$ déterminable. Son quotient par LTd varie de 0,80 (*R. esculenta*) à 1,20 (*Bufo*) en passant par 0,95 (*R. temporaria*, *Pelodytes*, *Alytes*) et 1 (*Hyla*), et $\frac{lpod}{lpov}$ de 0,66 (*R. esculenta*) à 1 (*Hyla*) en passant par 0,70 (*R. temporaria*, *Pelodytes*), 0,73 (*Alytes*) et 0,92 (*Bufo*). A cela s'ajoute enfin chez tous un net accroissement oculaire qui porte $\frac{Lf}{LTd}$ à 0,35 au moins, donc $Ln + Lf$ (somme naso-oculaire) à 0,60 LTd et Lpo à 0,40 LTd , toutes deux pratiquement à 0,50 dans le cas de la variante PP.

Plus aucun alors des processus cérébraux précédents mais extension du nerf olfactif vers l'avant, réduisant $\frac{LE}{LTd}$ à 0,87, et du télencéphale vers l'arrière, encadrant le diencéphale et portant $\frac{Lt}{LE}$ à 0,45.

De l'achèvement du membre antérieur à la métamorphose complète (soit pendant la régression caudale) l'élongation céphalique marque un arrêt (stabilité de $\frac{LE}{LTd}$). Mais la transformation buccale et la régression branchiale réduisent toutes les dimensions ventrales, Ainsi $\frac{LTd}{LT'v}$ croît encore jusqu'à 0,95, $\frac{lnv}{LTd}$ tombe à 0,75 et $\frac{lpov}{LTd}$ à 1,10. L'accroissement oculaire continue, portant $\frac{Lf}{LTd}$ à 0,42 au moins, $\frac{Ln}{LTd}$ à 0,21 et $\frac{Lpo}{LTd}$ à 0,37 (respectivement 0,10 et 0,48 dans le cas de la variante PP). Mais transversal aussi et non plus seulement longitudinal, il réduit $\frac{lf}{LTd}$ à 0,25 chez *R. esculenta*, *R. agilis*, *D. pictus*, *Alytes*, et à 0,35 chez *R. temporaria*, *Hyla*, *Bufo*. — Il n'y a plus d'autre évolution cérébrale que l'extension du télencéphale vers l'arrière, qui porte $\frac{Lt}{LE}$ à 0,50.

Enfin, de la métamorphose complète au gros adulte, l'élongation céphalique réintervient très fortement. Il y a croissance harmonique longitudinale, conservant exactement les longueurs relatives finale-

ment acquisés sauf une légère réduction de $\frac{LTd}{LTv}$ qui revient à 0,85 chez *Rana* et *Pelodytes*, vers 0,90 chez *D. pictus*, *Alytes*, *Bufo*, à peine autant chez *Hyla*, l'élongation étant cette fois un peu plus forte ventralement que dorsalement, d'où un aplatissement plus ou moins net du profil. — Par contre les largeurs relatives nasale-dorsale chez tous, et frontale chez *Rana* (particulièrement *R. esculenta*) et *D. pictus* tombent aux 7/10^{es} de leurs valeurs précédentes. — Chez tous, les largeurs ventrales, et chez *Hyla*, *Alytes* et *Bufo*, la largeur frontale, montrent un accroissement compensateur qui tend plus ou moins à conserver leurs proportions de la métamorphose ou à reconstituer celles de stades larvaires.

On a finalement :

$\frac{LTd}{LTv}$: de 0,85 (cf. achèvement du membre postérieur) chez *Rana* et *Pelodytes*, à 0,92 (*Hyla*) en passant par 0,90 (cf. achèvement du membre antérieur) chez *D. pictus*, *Alytes* et *Bufo*.

Quotients par LTd des longueurs :

Nasale (Ln) : pour tous 0,21 (0,10 dans le cas de la variante PP) cf. métamorphose.

Interoculaire ou frontale (Lf) : pour tous 0,42 au moins (cf. métamorphose) ;

Post-oculaire ou pariéto-occipitale (Lpo) : pour tous 0,37 (0,48 dans le cas de la variante PP) (cf. métamorphose).

Quotients par LTd des largeurs :

Nasale dorsale (lnd) : de 0,42 (*R. agilis*, *Pelodytes*) à 0,70 (*Hyla*) en passant par 0,49 (*R. esculenta*, *R. temporaria*, *Alytes*, *Bufo*) et 0,60 (*D. pictus*, certains gros spécimens de *B. bufo* chez qui il peut y avoir eu élargissement naso-dorsal).

Nasale ventrale (lnv) : de 0,70 (*R. agilis*) à 1 chez *Hyla* (cf. son stade initial) et les plus gros *B. bufo*, en passant par 0,75 (cf. métamorphose) chez *D. pictus* et *Pelodytes* et 0,86 (*R. esculenta*, *R. temporaria*, *Alytes*, *Bufo*).

Interoculaire ou frontale (lf) : de 0,17 (*R. esculenta*, *R. agilis*, *D. pictus*, certains *B. calamita* dont le fort développement oculaire rétrécit particulièrement cette région) à 0,50 (cf. achèvement du membre antérieur), observé chez une énorme femelle de *B. bufo*, en passant par 0,22 (cas de léger élargissement frontal chez *R. agilis* et *D. pictus*, *Pelodytes*) 0,25 (*R. temporaria*, *B. calamita*) 0,30 (*Alytes*) 0,37 (*B. bufo*) et 0,44 (*Hyla*).

Post-oculaire dorsale ($lpod$) : de 0,80 (*Pelodytes*) à 1,30 (gros *B. bufo*) en passant par 0,85 (*R. esculenta*) 0,90 (*D. pictus*) 1 (*R. agilis*, *R. temporaria*, *Bufo*) 1,10 (*Alytes*), 1,14 (*Hyla*).

Post-oculaire ventrale ($lpov$) : de 1,07 (*Pelodytes*) à 1,70 (chez la femelle de *B. bufo* susdite) en passant par 1,25 (*R. temporaria*, *D. pictus*, *B. calamita*) 1,30 chez *R. agilis* (cf. son stade initial) 1,35 (*Hyla*, *Alytes*, *B. bufo*)

1,40 chez *R. esculenta* (cf. son stade initial) et 1,50 chez certains gros *B. bufo* (*idem*).

$\frac{ln_d}{ln_v}$: de 0,56 (*R. esculenta*, *R. temporaria*, *Pelodytes*, *Alytes*, *Bufo*) à 0,80 (*D. pictus*) en passant par 0,60 (*R. agilis*, gros *B. bufo*) et 0,70 (*Hyla*).

$\frac{lpod}{lpov}$: de 0,60 (*R. esculenta*) à 0,86 (gros *B. bufo*) en passant par 0,72 (*D. pictus*) 0,74 (*Pelodytes*, *B. bufo*) 0,76 (*R. agilis*) 0,80 (*R. temporaria*, *Alytes* et *B. calamita*) et 0,84 (*Hyla*).

En même temps que l'élongation céphalique réintervient celle du nerf olfactif qui réduit $\frac{LE}{LTd}$ à 0,60 — Chez *Rana* et *Discoglossus* les proportions cérébrales demeurent celles de la métamorphose mais chez *Pelodytes*, *Hyla*, *Alytes* et *Bufo* (particulièrement *B. calamita*) nous avons vu l'extension du télencéphale vers l'arrière se poursuivre, encadrant le quart antérieur du mésencéphale, $\frac{Lt}{LE}$ atteignant alors 0,57. Sauf chez *Pelodytes*, il s'y ajoute un notable élargissement qui porte $\frac{lt}{LE}$ à 0,42 (*Alytes*) 0,47 (*Hyla*, *B. bufo*) et 0,50 (*B. calamita*).

Comme chez les Urodèles on peut parler d'*antagonisme* entre tendances à l'*altération* et à la *conservation* ou à la *reconstitution* du type céphalique initial ; entre *réduction* (par celle de $\frac{LE}{LTd}$) et *accroissement* (par celui de $\frac{Lt}{LE}$) de $\frac{Lt}{LTd}$. Mais chez ceux-ci l'élongation céphalique, en particulier post-oculaire, se montrait le seul processus d'altération et les autres accroissements ne reconstituaient jamais les proportions initiales (au plus celles du stade à deux membres) ; ainsi la simple comparaison des deux stades extrêmes révélait chez tous l'élongation (œil relativement plus petit et tête plus étroite chez l'adulte qu'à l'éclosion). D'autre part pour $\frac{Lt}{LTd}$ l'accroissement dominait toujours (de 0,20 initialement à 0,30 au moins, 0,50 au plus finalement). — Ici l'accroissement oculaire, beaucoup plus fort devient processus d'altération considérable, et les élargissements céphaliques peuvent reconstituer et même dépasser les proportions initiales ; la comparaison des stades extrêmes ne révèle donc pas toujours l'élongation, ainsi masquée (œil relativement beaucoup plus gros et tête parfois aussi large, voire plus, chez l'adulte que chez le têtard) ; d'autre part pour $\frac{Lt}{LTd}$ il y a presque stabilité (de 0,27 ini-

tialement à 0,34 au plus finalement), autrement dit équilibre entre réduction et accroissement du fait d'une élongation céphalique totale plus forte que chez les Urodèles pour une même élongation du télencéphale.

Les divers élargissements céphaliques sont assez indépendants entre eux : comme pour les Urodèles on ne peut préciser de « *récapitulation à rebours* » de la première phase par la seconde que séparément pour chaque cas et chaque proportion.

Les proportions céphaliques longitudinales des stades initial et terminal sont ici respectivement, et très précisément, de l'ordre de celles des stades terminal et initial d'un Urodèle supérieur dans notre classification selon le développement cérébral (en particulier *Triturus cristatus*). De ce point de vue typologique, l'évolution ontogénétique de nos Anoures récapitule donc entièrement, à rebours, celle d'un tel Urodèle. Mais la longueur relative terminale du télencéphale est la même dans les deux cas. Par conséquent, elle est pour chacun à peu près dans le même rapport vis-à-vis des proportions céphaliques terminales que pour l'autre vis-à-vis des proportions céphaliques initiales : on a, exactement :

$$\frac{Lt}{LE} \text{ terminal de l'ordre de : } \frac{Ln + Lf}{LTd} \left\{ \begin{array}{l} \text{terminal} \times 7/9 \text{ à } 8/9 \\ \text{initial} \quad \times 8/8 \text{ à } 9/8 \end{array} \right\} \begin{array}{l} \text{chez les} \\ \text{Anoures en} \\ \text{question} \end{array}$$

$$\left\{ \begin{array}{l} \text{terminal} \times 5/5 \text{ à } 6/5 \\ \text{initial} \quad \times 5/7 \text{ à } 5/6 \end{array} \right\} \begin{array}{l} \text{chez les} \\ \text{Urodèles} \\ \text{supérieurs} \end{array}$$

Même inversion pour la *longueur* relative du mésencéphale. On a :

$$\frac{Lm}{LE} \text{ terminal de l'ordre de : } \frac{Lf}{LTd} \left\{ \begin{array}{l} \text{terminal} \times 2/3 \\ \text{initial} \end{array} \right\} \begin{array}{l} \text{chez les Anoures} \\ \text{en question} \end{array}$$

$$\left\{ \begin{array}{l} \text{terminal} \times \frac{lpo}{LTd} \\ \text{initial} \times 2/6 \text{ à } 7/10 \\ \text{(en moyenne } 1/2) \end{array} \right\} \begin{array}{l} \text{chez les} \\ \text{Urodèles} \\ \text{supérieurs} \end{array}$$

En revanche, pour la *largeur* relative du télencéphale, on a comme chez les Urodèles :

$$\frac{lt}{Lt} \text{ terminal de l'ordre de } \frac{lpo}{LTd} \text{ terminal} \times \left\{ \begin{array}{l} 5/7 \text{ pour } \frac{Lt}{LE} \text{ maximum} \\ 5/6 \text{ pour } \frac{Lt}{LE} \text{ minimum} \end{array} \right.$$

Enfin, chez les Urodèles, les proportions cérébrales transversales étaient initialement, comme les longitudinales, communes à des espèces très diverses et se différençaient tardivement. Le type cérébral définitif était constitué à la métamorphose, la largeur relative du mésencéphale restait pratiquement commune à tous, le

développement du télencéphale étant seul critère essentiel de notre classification. Ici, les proportions cérébrales transversales sont initialement variées et leur valeur terminale est, dès alors, à peu près acquise. Cependant, chez certaines formes, le type cérébral évolue encore après la métamorphose (élargissement des hémisphères). La largeur relative du mésencéphale, très variée, se combine au développement du télencéphale comme critère de classification. On a :

$$\frac{lt}{lm} \text{ de l'ordre de : } \begin{cases} \frac{lpod}{lpov} \text{ là où ce rapport } < 0,80 \\ 1 \text{ au moins là où } \frac{lpod}{lpov} \geq 0,80 \end{cases}$$

Tout comme pour les Urodèles, les adultes, là où ils nous sont seuls connus, participent très diversement de tous les stades des espèces dont nous avons pu suivre le développement. Ce qui rend probables l'existence de types initiaux également composites, la constitution de plusieurs types terminaux à partir d'un même type initial et inversement, et confirme l'indépendance relativement grande des divers processus entre eux. Il n'y a de récapitulations *précises* du groupe par les ontogénèses que séparément pour chaque cas et chaque proportion.

Certains de ces adultes (*Pipa*, *Ceratophrys*) présentent pour la somme naso-oculaire la proportion initiale des espèces ici comparées, donc terminale d'un Urodèle supérieur (environ 0,50 *LTd*).

Mais ils conservent entre $\frac{Lt}{LE}$ terminal et $\frac{Ln + Lf}{LTd}$ terminal le même rapport que les adultes de celles-ci. Leur longueur relative du télencéphale égale donc celle d'un Urodèle inférieur, soit de nos Anoures indigènes à l'achèvement du membre postérieur (environ 0,42 *LE*). L'évolution décrite ici n'est pas généralisable à tout l'ordre mais caractérise des types supérieurs. On ne saurait, en tout cas, parler « d'accroissement oculaire considérable » comme processus essentiel chez *Pipa* ! Mais pour tous, en termes descriptifs : *La longueur relative du télencéphale varie dans une certaine mesure comme celle de la sonne museau + œil. Sa largeur par rapport à sa longueur comme la largeur relative dorsale de la tête (cf. Urodèles) et, en outre par rapport à celle du mésencéphale à l'inverse de l'obliquité des parois céphaliques latérales, de l'évasement ventral de la face.*

CONCLUSIONS : chez les deux grands ordres d'Amphibiens, la typologie céphalique est précocement révélatrice du degré terminal d'évolution cérébrale. Les formes aux plus gros yeux et aux têtes les plus larges et les moins évasées ventralement, se placent au sommet d'une classification par ordre de développement cérébral, et particu-

lièrement télencéphalique, croissant. Mais, chez les Urodèles, elles correspondent à la moindre altération des types céphaliques les plus juvéniles, chez les Anoures supérieurs à leur plus forte altération. La connaissance de séries larvaires complètes chez les Anoures primitifs préciserait le niveau systématique de cette inversion et les modalités du cycle typologique constaté ici.

Laboratoire de Zoologie (Reptiles et Poissons) du Muséum.